

Christiane Eschenbach, Botanisches Institut

Die Tundrabirken erzählen

Ergebnisse einer Studienfahrt nach Lappland

Vom 2.7.-17.7.1990 fand unter Leitung von Prof. Dr. L. Kappen und Mitarbeitern eine vom Botanischen Institut und dem Institut für Polarökologie veranstaltete Exkursion nach Lappland statt. Zur Einführung war während des Semesters ein wöchentlich zweistündiges Seminar abgehalten worden. 20 Studenten und Studentinnen waren dann zwei Wochen Gäste der Schwedischen Akademie der Wissenschaften in der Abisko Naturvetenskapliga Station in Abisko (68°21'N, 18°49'E) in Schwedisch-Lappland. Hierfür gebührt dem wissenschaftlichen Leiter, Herrn Prof. Dr. M. Sonesson, besonderer Dank.

Im Rahmen dieser Exkursion wurden neben zahlreichen vegetationskundlichen Wanderungen in die Bergwelt um Abisko Untersuchungen zur Produktion Höherer Pflanzen unter den Bedingungen des (sub)arktischen Sommers durchgeführt. Der folgende Bericht zeigt Beispiele von Ergebnissen, die von den Studenten während dieses Feldpraktikums erarbeitet wurden.

1. Die Rahmenbedingungen

Die klimatischen Bedingungen in der arktischen und subarktischen Region stellen Pflanzen vor besondere Probleme. Dabei sind die z.T. extrem tiefen Temperaturen in den Wintermonaten und die damit verbundene große Lufttrockenheit weniger von Bedeutung als die relative Kälte des Sommers und die kurze Vegetationsperiode.

In Abisko (385 m ü. NN) liegen die Temperaturen, bei einem Jahresmittel von -0,5 °C, nur von Anfang Mai bis Mitte Oktober über 0 °C, und nur der Juli erreicht ein Monatsmittel von über 10 °C, während es in Schleswig-Holstein 5 Monate sind. Die Vegetationsperiode umfaßt nur 111 Tage (WALTER und LIETH 1960).

In den Sommermonaten verschwindet die Sonne wochenlang nicht oder kaum unter dem Horizont; in Abisko geht sie vom 12. Juni bis zum 4. Juli nicht unter. Allerdings sind Intensität und Energiegehalt des Lichts wegen des niedrigen Sonnenstandswinkels erheblich geringer als in südlicheren Breiten.

Pflanzen, die trotz des rauen Klimas nördlich des Polarkreises wachsen, und dies sind immerhin etwa 400 Arten von Spermatophyten, haben verschiedene Anpassungsstrategien entwickelt, z.B. auch bezüglich der CO₂-Aufnahme:

Mindest- und Optimumtemperaturen für die CO₂-Aufnahme (und andere Stoffwechselvorgänge) liegen unter denen der Pflanzen in den gemäßigten Breiten. Die untere Grenze der CO₂-Aufnahme für arktische Pflanzen ist 0 °C, für einige sogar -5 °C, das Photosyntheseoptimum wird zwischen 10 und 20 °C erreicht.

Ein herabgesetzter Lichtkompensationspunkt ermöglicht eine positive Stoffbilanz bei niedrigen Lichtintensitäten. Die Pflanzen erreichen ihre maximale Photosyntheserate bereits bei geringeren Lichtintensitäten als mitteleuropäische Pflanzen.

Unsere Gaswechseluntersuchungen sollen zur Beschreibung der Photosynthese- und Atmungscharakteristika der Arten des Zwergstrauch-Birkenwaldes beitragen. Die Assimilationsrate der Arten unter den Bedingungen des Polartages läßt sich dann mit Hilfe von Mikroklimadaten ermitteln. Wir wollen eine Abschätzung der jährlichen Bruttoprä- und Primärproduktion auch unter Berücksichtigung der stehenden Biomasse eines Zwergstrauch-Birkenwaldes versuchen.

2. Die Feldexperimente

Für die Durchführung der Feldexperimente wurden in einem Extratransport von Kiel Gaswechselmeßanlagen und Kleinklimameßgeräte mitgeführt.

Die Messungen wurden an zwei Standorten in einem Zwergstrauch-Birkenwald (Heidebirkenwald) nahe dem Tometräsk-Ufer durchgeführt. Die Moorbirke (*Betula tortuosa*) tritt meist mehrstämmig und mit einem niedrigen Wuchs auf. Sie bildet hier einen lockeren Waldbestand. Die Zwergbirke (*Betula nana*) und eine Weide (*Salix glauca*) treten im Unterholz auf. In der Krautschicht überwiegen die Zwergsträucher Krähenbeere (*Empetrum hermaphroditum*), Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*) und Rauschbeere (*Vaccinium uliginosum*). Moose und Flechten kommen zahlreich vor.

Die Erhebung von Mikroklimadaten diente der Charakterisierung der standörtlichen Situation und bildete die Parameterbasis für die Berechnung der pflanzlichen Stoffproduktion an diesen Standorten.

Auf einer offenen Zwergstrauchfläche sowie an einer Birke wurden in verschiedenen Höhen über dem Boden je 4 Temperatur-, 2 Feuchte- und 4 Lichtsensoren installiert und die Meßwerte als 5-Minuten-Mittelwerte von Dataloggern kontinuierlich registriert (3.7.-15.7.90).

Die Aufnahme der Blattparameter Hartlaubigkeit (Trockengewicht/Fläche) und Chlorophyllgehalt ermöglicht einen Vergleich der Blattcharakteristika und ergibt die Bezugsgröße für die Stoffproduktion.

Zur Bestimmung der Gesamtblattfläche einzelner Pflanzen wurden deren Blätter nach Größenklassen differenziert ausgezählt. Der Quotient Blattfläche/Bodenfläche ergibt den Blattflächenindex (Leaf Area Index, LAI).

Für die Untersuchung des CO_2 -Gaswechsels wurden zwei Gaswechselmeßanlagen ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometer und Miniküvetten-system) im Gelände installiert. Die Messungen an *Betula tortuosa* und *Salix glauca* wurden im Schichtbetrieb von jeweils zwei bis drei Studenten kontinuierlich über 35 Stunden durchgeführt (7.7.90 00:00 Uhr - 9.7.90 11:00 Uhr). *Empetrum hermaphroditum* wurde von 4.7.- 7.7. und vom 13.7.-15.7.90 gemessen.

3. Einige Resultate

Als Beispiel für die Mikroklimaverhältnisse sind in Abb.1 elf Tagesgänge von Licht- und Temperaturverlauf zur Darstellung gebracht.

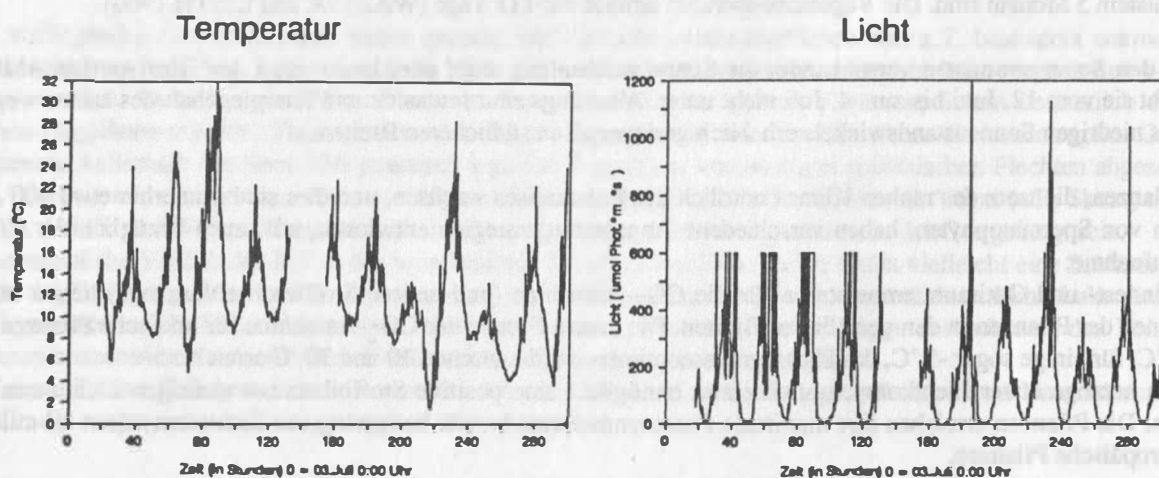


Abb.1: Tagesgänge von Licht und Temperatur auf der offenen Zwergstrauchfläche

Die Einstrahlung erreichte an Regentagen nicht mehr als $350\text{--}700\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; an Strahlungstagen wurden über $1100\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ gemessen, der höchste Wert betrug $2280\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Die Strahlungsminima in den Nächten schwankten zwischen $2\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bei bedecktem Himmel und $70\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bei klarem Himmel.

Im Meßzeitraum lagen die Temperaturmittelwerte für einen 24-Stundentag zwischen $10,5$ und $13,6\ ^\circ\text{C}$. Nachts fiel die Temperatur regelmäßig auf Werte unter $8,5\ ^\circ\text{C}$ (minimal $1,55\ ^\circ\text{C}$ am 11./12.7.), und während des Tages wurden mindestens $14\ ^\circ\text{C}$ erreicht (maximal $32,5\ ^\circ\text{C}$ am 6.7.).

Ein wichtiger Produktionsparameter ist die Belaubungsdichte. Die photosynthetisch aktive Fläche bezogen auf die Bodenfläche (LAI) bestimmt wesentlich die standörtliche Photosynthesekapazität. Der LAI ist andererseits abhängig von den Produktionsbedingungen und ist daher z.B. in Gegenden mit sehr kurzer Vegetationszeit gering.

Die gefundenen niedrigen LAI-Werte von 0,7 bis 2,7 (Tab.1) entsprechen Literaturangaben für Tundren und Gebirge (0.5 bis 2.5, gemäßigte Zone 3 bis 12; LARCHER 1984).

Tab.1: Blattfläche und Blattflächenindex von Weide, Moorbirke und Zwergbirke

	Blattzahl	Blattfläche (cm ²)	LAI
<i>Salix glauca</i> (Höhe 50 cm, die meisten Blätter befinden sich in 35 cm bis 50 cm Höhe)			
	1175	3656	1.5
<i>Betula tortuosa</i> (Höhe 180 cm)			
0 - 60 cm	199	1045	0.4
60 - 120 cm	648	2975	1.2
120 - 180 cm	558	2644	1.1
Gesamtpfl.	1405	6664	2.7
<i>Betula nana</i> (Höhe bis 100 cm)			
	3671	1782	0.7

Wie die Belaubungsdichte begrenzt auch der Chlorophyllgehalt die Produktionskapazität eines Bestandes. Die Blattparameter Chlorophyllgehalt und Hartlaubigkeit zeigen im Rahmen einer artspezifischen Reaktionsnorm die Anpassung des pflanzlichen Produktionsapparates an die Standortsbedingungen. Der Chlorophyllgehalt ist an die Lichtverhältnisse adaptiert; die Hartlaubigkeit bedeutet eine Anpassung an mechanische Belastungen und Belastungen des pflanzlichen Wasserhaushalts.

Nach unseren Untersuchungen wies *Betula nana* bei den Sträuchern und Bäumen den höchsten Chlorophyllgehalt auf (5,13 mg/g Trockengewicht bzw. 0,42 g/m² Blattfläche), während *Salix glauca* (3,01 mg/g bzw. 0,29 g/m²) und *Betula tortuosa* (3,24 mg/g bzw. 0,28 g/m²) niedrigere, einander ähnliche Werte haben. Die beiden *Empetrum*-Proben (Sonnen- und Schattenpflanzen) haben sehr unterschiedliche Chlorophyllwerte bezogen auf das Trockengewicht (1,33 bzw. 2,29 mg/g), dagegen ähnliche Werte bezogen auf die Blattfläche (0,37 bzw. 0,35 g/m²). Dies ist bedingt durch die größere Hartlaubigkeit der Sonnenpflanzen.

Als immergrüne Art hat *Empetrum hermaphroditum* eine generell größere Hartlaubigkeit (Sonnenpflanze 2,77 g/dm², Schattenpflanze 1,51 g/dm²) als die anderen untersuchten Arten (0,81 - 0,96 g/dm²).

Die Untersuchungen von Photosynthese und Atmung sollen in Abb.2 mit zwei an Blättern der Moorbirke gemessenen Tagesgängen illustriert werden. Es werden der CO₂-Gaswechsel und als dessen Hauptparameter die Lichtbedingungen und die Temperatur dargestellt.

Während des Meßzeitraums war der Himmel meist stark bewölkt, die Lichtintensität schwankte und erreichte selten über 600 µmol m⁻² s⁻¹. Die Temperatur lag zwischen 9 und 25° C.

Die maximale Nettphotosyntheserate von *Betula tortuosa* betrug unter diesen Bedingungen etwa 14 µmol CO₂ * m⁻² * s⁻¹. Interessant ist, daß in der Nacht trotz des überwiegend bedeckten Himmels Phasen mit positiver Nettphotosynthese auftraten. Der begrenzende Lichtwert lag bei 30 µmol Photonen * m⁻² * s⁻¹.

Tagesgang Photosynthese
Betula tortuosa (7.7.-8.7.)

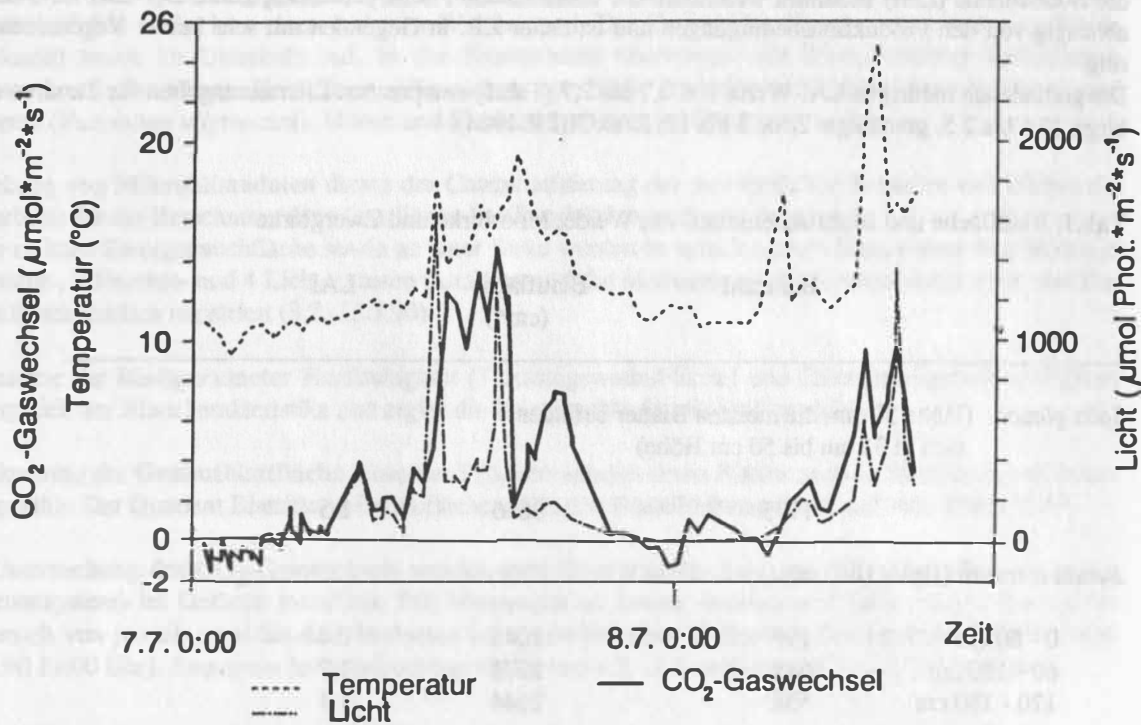


Abb.2: Tagesgang der Nettophotosynthese von *Betula tortuosa*.

Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese
(Temperatur etwa 15 °C)

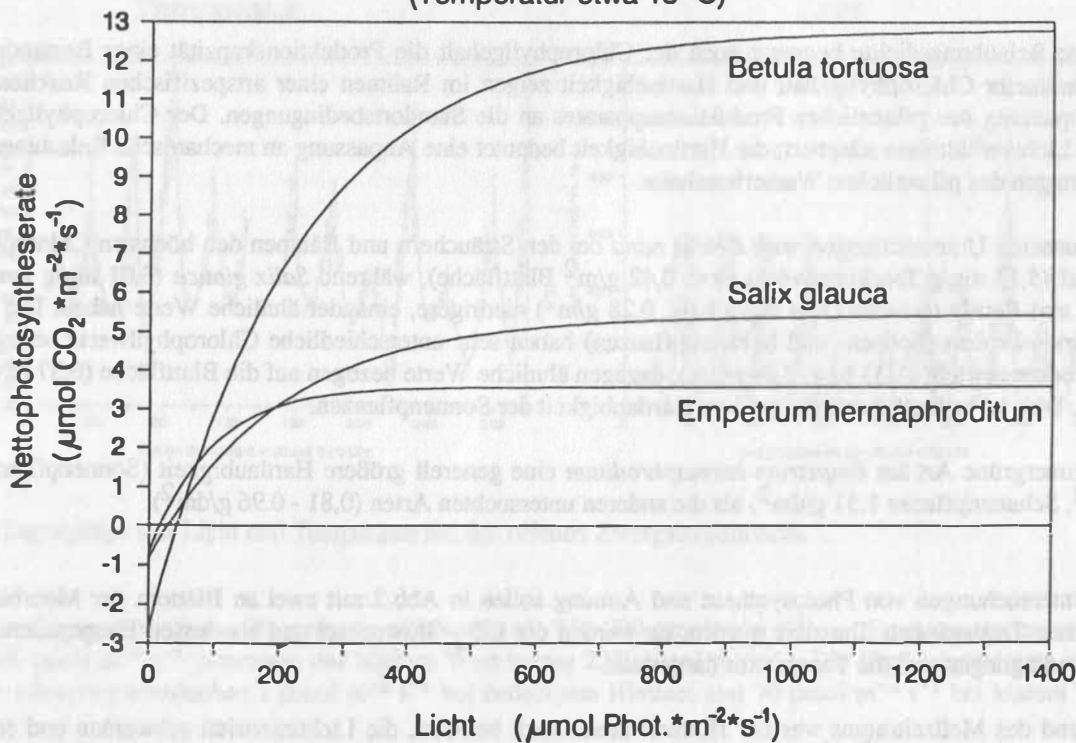


Abb.3: Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese von *Betula tortuosa*, *Salix glauca* und *Empetrum hermaphroditum*

Aus den in Tagesgängen erhobenen Daten können die Photosynthesecharakteristika der Arten, z.B. die Temperaturabhängigkeit und die Lichtabhängigkeit der CO_2 -Aufnahme dargestellt werden.

Einen Vergleich der Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (in einem Temperaturbereich von etwa 15 °C) der an diesem Waldstandort häufigsten Arten zeigt Abb.3.

Der immergrüne Zwergstrauch *Empetrum hermaphroditum* demonstriert mit einem niedrigen Lichtkompensationspunkt ($15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und einer Lichtsättigung schon bei $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ die Charakteristik von Schattenpflanzen. Die Photosynthesekapazität unter den Versuchsbedingungen war im Vergleich der drei Arten mit $3,5 \mu\text{mol CO}_2\text{-Aufnahme m}^{-2} \text{s}^{-1}$ am geringsten (Abb.3).

Betula tortuosa und *Salix glauca* erreichten die Lichtsättigung bei etwa $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (SVEINBJÖRNSSON 1983 gibt für *Betula tortuosa* in diesem Gebiet bei 10° C $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ an), der Lichtkompensationspunkt lag aber bei *Salix* deutlich niedriger ($20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) als bei *Betula* ($30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, SVEINBJÖRNSSON 1983: $5\text{-}15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 10 °C). Die von *Salix* erreichte maximale Assimilationsrate von $5,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ist nur etwa halb so groß wie die von *Betula*. Diese Unterschiede deuten darauf hin, daß *Betula tortuosa* den Charakter einer Lichtart, *Salix glauca* dagegen den einer Halbschattenart hat, was möglicherweise mit dem Vorkommen von *Salix glauca* als relativ niedriger Strauch (max. 1-2 m Höhe) im Unterholz des Birkenwaldes zusammenhängt.

4. Was kann man aus diesen Daten ableiten

Zum Studium moderner Auswertungs- und Interpretationsmethoden wurde abschließend eine Modellierung der Primärproduktion versucht. Hierzu bot die Ausrüstung der Abisko-Station mit ihren Personal-Computern nahezu ideale Voraussetzungen.

Die jährliche Primärproduktion eines Zwergstrauch-Birkenwaldes soll anhand der Daten für das Mikroklima und für die Photosyntheseleistung von *Betula tortuosa* und *Empetrum hermaphroditum* hochgerechnet werden. Zunächst wird die Nettoprimärproduktion der einzelnen Arten nach den vorliegenden Daten einer Meßperiode vom 4.-14.7. als Funktion von Licht und Temperatur dargestellt:

Die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese kann durch folgende Gleichung beschrieben werden:

$$\text{NP} = \text{GP} * (1 - e^{-I * k}) - \text{DA}$$

NP Nettophotosyntheserate [$\mu\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} \text{Blattfläche} * \text{s}^{-1}$]

DA Dunkelatmung [$\mu\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} \text{Blattfläche} * \text{s}^{-1}$]

GP maximale Bruttophotosyntheserate, vereinfacht bestimmt
nach:

$$\text{GP} = \text{NP}_{\text{max}} + \text{DA}$$

I Quantenstromdichte [$\mu\text{mol Photonen} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]

k empirische Konstante

GP, k und DA sind temperaturabhängig. Der Einfluß der Temperatur auf die Nettophotosynthese wird über die Temperaturabhängigkeit von k, NP_{max} und DA mittels linearer Regression mathematisch beschrieben.

Es wurde angenommen, daß die Nettophotosynthese bei ca. 20 °C ihr Temperaturoptimum erreicht. (T= Temperatur in Grad Celsius):

$$k = -0.00063 T + 0.01889$$

$$\text{Temperaturbereich bis } 20 \text{ °C: } \text{NP}_{\text{max}} = 0.0395 T + 0.3346$$

$$\text{Temperaturbereich über } 20 \text{ °C: } \text{NP}_{\text{max}} = 1.1246$$

$$\text{DA} = -0.0229 T - 0.0188$$

Diese drei Geradengleichungen werden in die Funktion für die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese eingesetzt. Man erhält ein Gleichungssystem, das die Licht- und Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese beschreibt, so daß Simulationsrechnungen mit Mikroklimadaten möglich sind.

Mit den als 5-Minuten-Mittelwerte vorliegenden Mikroklimadaten kann die jeweilige Assimilationsrate für ein 5-Minuten-Intervall und daraus die Gesamtassimilation für jeden Tag ermittelt werden (Abb. 4).

(Für *Betula* wurden die Werte für k , DA und NP_{max} für 15 °C ermittelt; anhand der Meßwerte war es nicht möglich, die Temperaturabhängigkeit dieser Größen zu modellieren.)

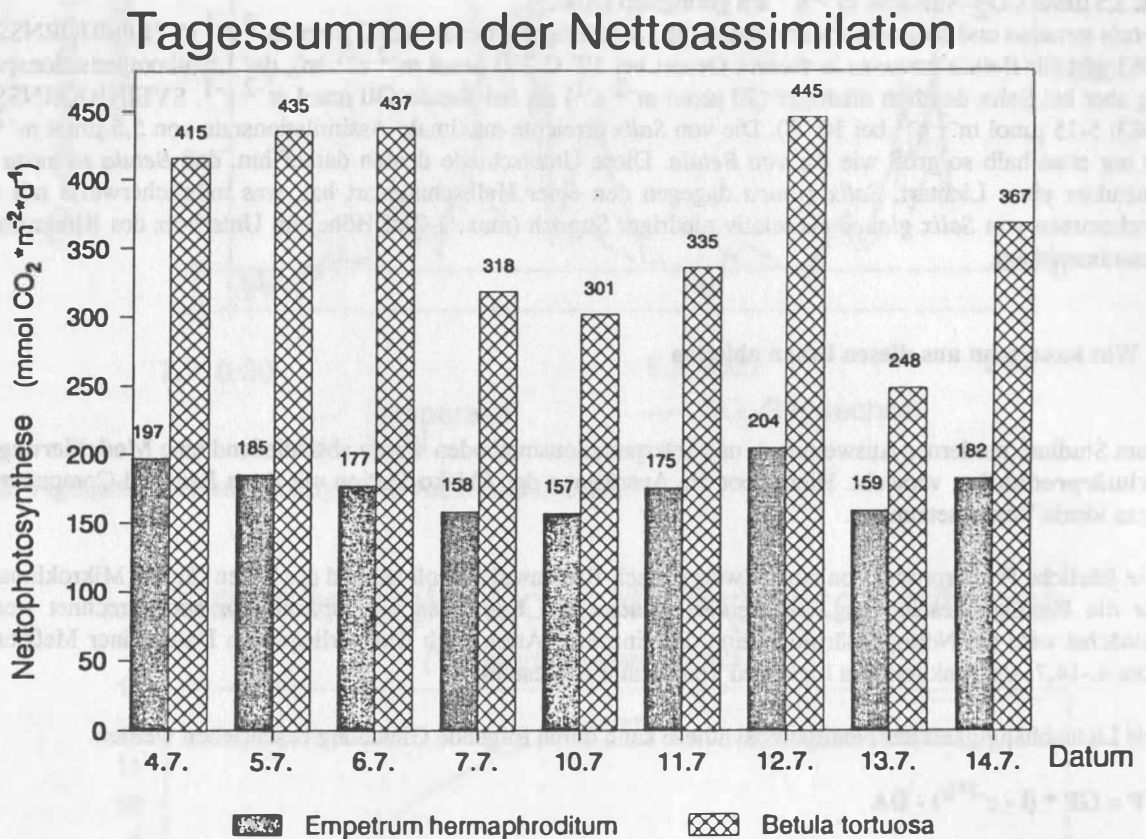


Abb.4: Anhand der Klimadaten für die Meßperiode vom 4.7.-14.7. berechnete Tagessummen der Nettoassimilation.

Die Berechnung der durchschnittlichen **täglichen Assimilationsrate** erbrachte für *Empetrum hermaphroditum* einen Wert von $177.5 \mu\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} \text{Blattfläche} * \text{d}^{-1}$. Für *Betula tortuosa* ergab sich eine durchschnittliche Assimilationsrate von $367 \mu\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} \text{Blattfläche} * \text{d}^{-1}$.

Bei der Berechnung des nächtlichen Atmungsverlustes ergab sich für *Empetrum hermaphroditum* in der Nacht vom 12. auf den 13.7. sogar eine positive CO₂-Bilanz. Gründe hierfür sind die in dieser Nacht tiefe Temperatur, die zu einer sehr geringen Dunkelatmungsrate führte, und die relativ hohe Quantenstromdichte (Abb. 1). Insgesamt war der Dunkelatmungsverlust bei *Empetrum hermaphroditum* gering: Im Durchschnitt betrug der Wert 1.9 Prozent der Nettoassimilation.

Zum Vergleich ergab sich bei einer Simulation der Nettophotosynthese mit Klimadaten, die Ende Mai bei vergleichbarer Witterung in Kiel aufgezeichnet wurden, ein - aufgrund der längeren und wärmeren Nächte - viel höherer nächtlicher Dunkelatmungsverlust von durchschnittlich 8 Prozent.

Die **jährliche Bruttoprämarproduktion** von *Betula tortuosa* wurde mit Hilfe der Werte des LAI (Mittelwert über die gesamte Vegetationsperiode mit 1.35 angenommen, vgl. Tab.1) und des Deckungsgrades (geschätzt

50%) hochgerechnet. Die Witterung und die Tageslänge im Meßzeitraum wurden als für die gesamte Vegetationsperiode durchschnittlich angesetzt. Es ergibt sich für eine Vegetationsperiode von 111 Tagen eine Produktion von 7,5 t organischer Trockensubstanz/ha. Für *Empetrum hermaphroditum* erfolgte die Berechnung wegen fehlender LAI-Werte über die grüne Blattmasse/ha (KJELVIK, KÄRENLAMPPI 1975 geben einen Wert von 35 g/m² Bodenfläche an) und das von uns bestimmte mittlere Gewicht von 0.21 kg Blattmasse/m² Blattfläche (siehe Hartlaubigkeit). Die jährliche Nettoprimärproduktion von *Empetrum hermaphroditum* in einem Zwergstrauch-Birkenwald würde demnach 0.09 t org. Trockensubstanz/ha betragen.

Dies bedeutet, daß *Betula* an der Produktion des Zwergstrauch-Birkenwaldes den weitaus größten Anteil hat.

Nimmt man für alle anderen Arten zusammen eine Primärproduktion von 0.25 t org. Trockensubstanz/ha an, so erhält man für die gesamte Produktion eines Zwergstrauch-Birkenwaldes einen Wert von knapp 8 t org. Trockensubstanz/ha * a.

Wir erhalten die Bruttoprimärproduktion, da die Atmungsverluste des heterotrophen Gewebes (Wurzel- und Stamatmung), das bei Zwergsträuchern und Bäumen einen relativ hohen Anteil hat, nicht berücksichtigt wurden.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsache kommen wir in die Größenordnung, die LIETH (1975) als Nettoprimärproduktion für Abisko angegeben hat (4.5 t org. Trockensubstanz/ha * a).

Zur Zeit wird anhand der Protokolle der floristischen und ökologischen Untersuchungen und von Tagesberichten ein Exkursionsbericht zusammengestellt. Er erstreckt sich von Themen wie den Lebensgewohnheiten der Samen bis hin zu den ökophysiologischen Studien, von denen dieser Abschnitt eine Probe geben sollte.

Literatur:

KJELVIK, S. & KÄRENLAMPPI, L. (1975): Plant biomass and primary production of Fennoscandian subarctic and subalpine forests and of alpine willow and heath ecosystems. in WIELGOLASKI, F.E. (ed.): Fennoscandian Tundra Ecosystems, Part 1: Plants and Microorganisms. Berlin, Heidelberg, New York, Springer.

LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen. 4.Aufl., Stuttgart, Ulmer.

LIETH, H. (1975): Modeling the Primary Productivity. in LIETH, H. & WHITTAKER, R. (ed.): Primary Productivity of the Biosphere. Berlin, Heidelberg, New York. Springer.

SVEINBJÖRNSSON, B. (1983): Bioclimate and its effect on the carbon dioxide flux of Mountain Birch (*Betula pubescens* Ehrh.) at its altitudinal tree-line in the Torneträsk area, northern Sweden. Nordica Nr. 47: 111-122.

WALTER, H. & LIETH, H. (1960): Klimadiagramm Weltatlas. Jena, Gustav Fischer.